

STUDIER ÖFVER LEGUMINOSERNAS ROTKNÖLAR.



AKADEMISK AFHANDLING,

SOM

MED TILLSTÅND AF VIDTBERÖMDA FILOSOFISKA FAKULTETEN I LUND

FÖR ERHÅLLANDE AF FILOSOFISK DOKTORSGRAD

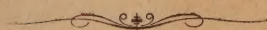
TILL OFFENTLIG GRANSKNING FRAMSTÄLLES

AF

JAKOB ERIKSSON,

FILOS. KAND., SK.,

Å BOTANISKA AUDITORIET, LÖRDAGEN DEN 9 MAJ 1874
KL. 9 F. M.



LUND,

FR. BERLINGS BOKTRYCKERI OCH STILGJUTERI,
1874.

Det är mig en kär pligt att här offentligen till Hrr. Adj. F. ARESCHOUG och Aman. O. NORDSTEDT i Lund samt Doc. E. WARMING i Köpenhamn uttala min varma tacksamhet för den välvilja, hvarmed de vid dessa mina studier meddelat många värdefulla råd och upplysningar.

I.

Redan för omkring 200 år sedan omnämner italienaren MARCELLUS MALPIGHI i sin *Anatome plantarum* några knölbildningar, som han iakttagit på rötterna af flere leguminosor ¹⁾. Han upptager dem bland *galläpplena*, dock ej utan en viss tvekan, emedan han ej, såsom eljest hos dessa, funnit en inre hålighet med ett däri inneslutet ägg. Knölarnes inre massa hade en svagt grön färg och de sägas uppkomma från den inre barken ²⁾. Detta MALPIGHIS meddelande torde vara det första den botaniska literaturen har att uppvisa öfver dessa egendomliga bildningar, hvilka vi i det följande vilja göra till föremål för en särskild betraktelse. Att emellertid den nyare botaniken med sina stora framsteg på alla vetenskapens områden ej kunde vara med denna MALPIGHIS tolkning tillfredsstäld, är helt naturligt. Så möta oss ock under de sista 50 åren då och då ytterligare meddelanden öfver samma ämne.

A. P. DE CANDOLLE säger i sin *Prodromus* ³⁾ om *Ornithopus perpusillus γ nodosus*, att roten bär här och där små äggrunda knölar, samt straxt därpå, att han hos de flesta leguminosor sett liknande organ: "prima fronte fungi Sclerotioidei videntur, sed potius excrescentiae morbidae". På ett annat ställe kallar han dem "*exostoses charnus*" ⁴⁾.

¹⁾ MARCELLUS MALPIGHI, *Anatome plantarum*, pars sec., *De gallis*, sidd. 127—28, figg. 69—71 i *Opera omnia*, 1687, Tom. prim.

²⁾ — — "hiante cortice, Galla promitur." — — "exortus a penitiori cortice lignum cylindrum ambiente". M. MALPIGHI *anf. st.*, sid. 128 fig. 71.

³⁾ *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, 1825, pars sec., sid. 312.

⁴⁾ A. P. DE CANDOLLE, *Memoire sur la famille des Legumineuses*, 1825, sid. 22.

Först omkring 20 år senare omtalas dessa bildningar åter inom literaturen, nämligen af fransmannen D. CLOS, som anser dem såsom lenticeller (*lenticelles des racines*), analoga med de vårtlika knölar, som uppkomma på en pilkvist, då denna får stå någon tid nedsänkt i vatten ⁵⁾). Enda skillnaden är, att hos leguminosernas knölar ytan ej är glatt utan ojämn, nästan skroflig, men beror detta enligt nämnde förf. på de olika media, hvori de hafva utvecklat sig. Bland de åtta slag af knölar förf. upptager utgöres det ena af dessa "tubercules lenticellaires" (tubera lenticellaria): "petites éminences ovales ou globuleuses placées en des points variables de la souche ou des racelles, ne portant que sur une partie du cylindre de celles-ci, nues à leur surface et uniquement formées de tissu cellulaire" ⁶⁾). Denna sin uppfattning söker CLOS i den sista af sina tre uppsatser ⁷⁾ försvara emot italienaren M. GASPARRINI, som meddelat i Neapels Akademi 1854 och sedan publicerat några observationer öfver dessa utväxter, hvilka han betecknat såsom "*tubercoli spongiolari*" ⁸⁾). Med anledning af GASPARRINIS påstående, att knölarne innesluta kärl, upplyser CLOS, att hans undersökningar öfver dem hos *Faba* och *Lupinus angustifolius* hafva visat, att de bestå af tre cellager, en central märm, en periferisk bark samt dem emellan ett lager långsträkt celler. De kärl, hvilka enligt GASPARRINI skulle förekomma i detta sistnämnda lager, har CLOS ej kunnat iakttaga.

I flere af sina arbeten har vidare H. SCHACHT i sammanhang med knölbildningen på rötterna hos *Alnus glutinosa* och flere *Cycadeer* ⁹⁾, dock endast i förbigående, äfven omnämnt de hos leguminoserna förekommande samt ansett dessa senare ¹⁾ i likhet med de förre såsom "egendomligt uppsvälda rotgrenar", särskildt märkliga därför, att de förete en klyfning af växtspetsen.

⁵⁾ D. CLOS, *Ebauche de la Rhizotaxie*, Paris, 1848. *Du Collet dans les plantes et de la nature de quelques tubercules* i Ann. d. Sc. nat., 3 sér., XII, 1849, 18 samt *Sur la Rhizotaxie*, appendice: *Encor un mot sur les petits tubercules hypogés des Legumineuses* i Ann. d. Sc. nat., 3 sér., XVIII, 1852, 354. Den först nämnda af dessa uppsatser har jag ej varit i tillfälle att få se, men torde de båda senare vara af den största betydelsen vid bedömandet af CLOS' uppfattning af frågan.

⁶⁾ D. CLOS, *Du Collet dans les plantes etc.*, sid. 20.

⁷⁾ D. CLOS, *Sur la Rhizotaxie etc.*, sid. 354.

⁸⁾ M. GASPARRINI, *Osservazioni sulla struttura dei tubercoli spongiolari di alc. piante legumin.* Äfven denna afhandling har jag ej lyckats få kännedom om, annat än genom CLOS' citater.

⁹⁾ HERMAN SCHACHT, *Beiträge zur Entwickel. Geschichte der Wurzel* i Flora, 1853, sid. 261 taf. IV.

¹⁾ H. SCHACHT, *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse*, Berlin 1859, sid. 148.

I en uppsats angående artskillnaden mellan *Phaseolus multiflorus* och *Ph. vulgaris* påpekar garteninspektoren C. BOUCHÉ²⁾ i Berlin, att den förre arten visar benägenhet att bilda knöl-liknande rötter. I en därtill anknuten notis meddelar D. F. L. VON SCHLECHTENDAL³⁾, att jämte denna knölbildning, som är en uppsvällning af den hypokotyla stamdelen, äfven på de fina rottrådarne förekomma mycket små knölar. Om dessa senare säger samme förf. kort därpå⁴⁾, att han funnit dem förekomma på roten utan någon ordning samt ganska sparsamt. De voro af samma färg som roten, hade en oregelbundet rundad form och syntes ofta liksom sammansatta, hvar och en af flere. I sitt inre tämligen vattenhaltiga bestodo de af en väfnad oregelbundet rundadt-sexkantiga, tunnväggiga celler, i hvilka befunno sig ytterst fina korn, som färgades blå med jodtinktur; dock blefvo några därvid gula. Om emellertid dessa knölar ega förmåga att utveckla sig och fortplanta arten, vågar ej SCHLECHTENDAL afgöra, men säger han sig på försök hafva lagt några knölar i en med jord fylld kruka, hvilken han låtit sätta i ett växthus.

Ett intressantare bidrag än något af de ofvan nämnda till kännedomen om hithörande bildningar lämnar dock L. C. TREVIRANUS i en uppsats: *Ueber die Neigung der Hülsengewächse zu unterirdischen Knollenbildung*⁵⁾. Knölar af en mer eller mindre rundad form hade TREVIRANUS funnit hos de flesta inhemska släkten inom denna stora familj, såsom hos *Anthyllis*, *Ervum*, *Faba*, *Galega*, *Lathyrus*, *Lotus*, *Lupinus*, *Medicago*, *Ononis*, *Ornithopus*, *Psoralea*, *Trifolium*, *Vicia*. Hos andra åter såsom *Astragalus*, *Genista*, *Scorpiurus* saknades de. De förekommo så väl hos de en- som fleråriga arterna af släktet *Vicia*. Stundom visade mycket närstående former häri stor olikhet: så funnos knölar hos *Ornithopus perpusillus* α & γ men saknades hos β ⁶⁾. De förekommo på alla partier af roten, hos öfvervintrande arter såsom *Vicia narbonensis* tidigt på våren, innan bladen slagit ut. Ett genomsnitt visade ytterst en färglös väfnad, i midten en smutsröd kärna, hvars celler innehöllo en kornig massa och lätt smulades sönder ("krümliges"); emellan dessa båda väfnader gingo kärl. Vid den tid, då en ny vegetationsperiod tog sin början, hade den smutsröda kärnan i knölarne hos sistnämnda art antagit en brun färg, hvilket så väl som knölens lösare sammanhang med roten TREVIRANUS nödgades anse som

²⁾ C. BOUCHÉ, *Zur Unterscheidung des Phaseolus vulgaris L. und Ph. multiflorus Lam.* Bot. Zeit. 1852, sidd. 735—36.

³⁾ D. F. L. VON SCHLECHTENDAL, Bot. Zeit. 1852, sid. 736.

⁴⁾ D. F. L. VON SCHLECHTENDAL, *Phaseolus multiflorus*. Bot. Zeit. 1852, sidd. 893—94.

⁵⁾ Bot. Zeit. 1853, sidd. 393—99.

⁶⁾ Jmf. sid. 1, anf. st. i DC. Prodr. Syst. Nat. Regn. Vegetab.

en antydan till en börjande upplösning. Ingen vidare utveckling af knölen hade inträdt, en omständighet af vikt emot den åsigt, TREVIRANUS sedan uttalar angående knölarnes sannolika betydelse. Han vill nämligen hvarken antaga MALPIGHIS, DE CANDOLLES eller CLOS' åsikter i detta fall, utan, sedan han sökt vederlägga dessa, framställer han själf en ny. "På grund af många företeelser" förklarar han de ifrågavarande rotknölarne vara ofullkomliga knoppar ("*unvollkommene Knospen* mit knolliger Grundlage"), knoppar, som "vanligtvis" icke ega förmåga att vidare utveckla sig, utan därtill fordra särskilda omständigheter. Om ock roten i allmänhet ej utvecklar knoppar, saknar den dock ej helt och hållet denna förmåga, såsom då den delvis blottad utsättes för inverkan af ljus och luft. Å andra sidan gifvas hos många monokotyledoner (t. ex. gräs och palmer) knoppar, som vid en normal utvecklingsgång ej hinna någon utbildning, ja ej synas vara bestämda för en sådan. Förutom i dessa omständigheter vill TREVIRANUS söka ett stöd för sin åsigt däri, att han säger sig känna många knoppar af en så ofullkomlig form, att de knappast visa sig annorlunda än såsom en rundad cellmassa, den där eger förmåga att utveckla sig. Den inre smutsröda kärnan skulle just utgöra en sådan fortbildningsväfnad och den ofvan omnämnda färgförändringen däri vid vårens början skulle antyda en verksamhet, som blott af brist på nog gynnsamma omständigheter ej kan uppfylla sin bestämmelse ⁷⁾). Det kanske starkaste stödet för sin nya åsigt ser dock TREVIRANUS i den benägenhet vissa leguminoser visa att, jämte de på vanligt sätt uppkomna frukterna på nedersta stamdelen, straxt ofvan om det ställe, där roten börjar, utveckla ett särskildt slag organ, som i viss mån, så att säga, stå emellan frukt- och knölbildning. Sådant är förhållandet med *Vicia amphicarpa*, *Lathyrus amphicarpus*, *Amphicarpaea monoica*, *A. sarmentosa*, *Glycine subterranea* och *Arachis hypogaea*, hvilka ur ofullkomliga blommor under jorden utveckla frukter af en mycket enkel byggnad, de där äro hinnaktiga och ej öppna sig. TREVIRANUS säger slutligen, att knölar och underjordiska frukter ej uppträda hos samma art och således synas ersätta hvarandra.

⁷⁾ Det fall, som i TREVIRANI uppsats sid. 396 omtalas, att enl. DILLENIIUS (*Raji Syn.* ed. III, 326) D. DOODY skulle hafva iakttagit, hurusom *Ornithopus perpusillus* fortplantat sig genom sina rotknölar, under det den ej utvecklade några frukter, torde helt säkert behöfva vidare bekräftelse. Har verkligen någon ny planta uppspirat, så hafva sannolikt ock frön till samma växt förefunnits i den jord, hvarmed försöket utförts. Åtminstone strider en dylik företeelse helt och hållet mot den natur, knölen vid en noggrannare undersökning visar.

Bland biologiska notiser öfver ett stort antal leguminoser har H. WYDLER ⁸⁾ äfven fästat uppmärksamheten vid den på roten förekommande knölbildningen, hvilken såges vara för alla undersökta hithörande växter gemensam. I den speciela beskrifningen anmärkes, att hos *Anthyllis vulneraria* knölarne visa sig mycket tidigt (sid. 52); *Trifolium alpinum* har dem små ovala (sid. 59); *Galega officinalis* har en i början enkel rot med fina i en liten knöl slutande sidogrenar (sid. 62); hos *Phaseolus* svälla vissa rottrådar upp till en nästan ärtstor knöl (sid. 95).

En helt annan uppfattning af ifrågavarande bildningar än TREVIRANI uttalas emellertid af den ryske botanisten M. WORONIN, som däråt egnat en mera djupgående och noggrann undersökning än någon både före och efter honom. Då de föregående författarne till det mesta fält sina så skilda omdömen antingen efter några yttligare studier öfver knölarnes yttre utseende och uppträdande eller såsom TREVIRANUS dragit sina slutsatser mera ur långsökta och godtyckliga jämförelser med andra växter eller fenomen inom växtriket än ur de resultat, som en erfarenhet om ämnet gifvit vid handen, så har däremot WORONIN med den nyare botanikens båda viktiga hjälpmedel, mikroskopet och utvecklingshistorien, sökt att ställa saken i ett klarare ljus, i det att han undersökt knölarnes anatomiska struktur såväl i ett yngre som ett äldre stadium. Om ock WORONIN därvid på långt när ej lyckats uttömma ämnet, så har han dock genom sina undersökningar gifvit uppslaget åt den sannolikt riktiga tolkningen, och förtjäna äfven därför dessa all uppmärksamhet. WORONINS meddelande förekommer i en uppsats med titeln: "*Ueber die bei der Schwarzerle (Alnus glutinosa) und der gewöhnlichen Garten-Lupine (Lupinus mutabilis) auftretenden Wurzelanschwellungen, mit 2 Tafeln*", förelagd Petersburgs Akademi d. 24 Maj 1866 och sedan intagen i dess Memoires ⁹⁾.

Medan WORONIN i de hos *Alnus glutinosa* förekommande knölarne verkligen lyckats påvisa närvaron af en parasitisk svamp, som benämnes *Schinzia Alni*, har han hos *Lupinus* endast funnit i knölens inre en väfnad, benämnd "inneres Parenchym", som består af tunnväggiga, ogenomskinliga celler, innehållande en otalig mängd mycket små ($0^{m.m.}_{,0016}$ till $0^{m.m.}_{,0028}$ i längd) staflika kroppar, som vid cellmem-

⁸⁾ H. WYDLER, *Kleinere Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewächse. Papilionaceae.* Flora 1860 sid. 17 etc.

⁹⁾ Memoires de L'Académie imperiale des Sciences de St. Petersbourg, VII Série, Tome X, 1866, N:o 6. Denna uppsats blef samma år af D. F. L. v. SCHLECHTENDAL refererad i Bot. Zeit. sidd. 329—30, samt intogs året därpå i sin helhet uti Ann. d. Sc. nat., V sér., VII, sid. 73 etc.: *Observations sur certaines Excroissances que présentent les racines de l'Aune et du Lupine des jardins*, par M. MICHEL WORONINE.

branens partiela eller totala upplösning utkomma i den omgifvande vätskan. Dessa kroppar visade en mycket liflig rörelse, lik den hos bakterier förekommande. Efter någon tid upphörde dock rörelsen, ett hvilostadium hade inträdt och de små kropparne sköto nu grenar samt bildade snart stjärnlika grupper. Härvid stanna i hufvudsak WORONINS resultat. Emellertid tror han sig tils vidare våga inordna nämnda små kroppar bland de lågt stående organismer, man benämnt *Bacterium* DUJ., *Vibrio* EHRBG., *Zooglaea* COHN. etc. WORONIN afslutar sin intressanta uppsats på följande sätt: "Obgleich es nun künftigen Untersuchungen noch vorbehalten bleibt zu entscheiden, was für eine Bedeutung diese vibrio-ähnlichen Organismen eigentlich besitzen, wie dieselben in die Wurzelzellen eindringen und was endlich ihr weiteres Schicksal ist, so hat man dennoch meiner Ansicht nach schon jetzt in Allem dem, was oben gesagt worden ist, Gründe genug anzunehmen, dass die an der Lupine erscheinenden knolligen Wurzelanwüchse zu einer *anormalen, krankhaften Erscheinung* zu rechnen sind, und dass die Ursache derselben in der Entwicklung der stäbchenförmigen, vibrio-ähnlichen Körper zu suchen ist".

Emot tillförlitligheten af dessa WORONINS resultat har emellertid tvifvel uttalats af F. DIDRICHSSEN, som i ett föredrag i Den botaniske Forening i Köpenhamn velat tolka de ifrågavarande knölbildningarne såsom "*birödder*". DIDRICHSSEN erinrar därom, att omkring 20 år förut en dansk botanist "af obekantskap med fenomenet" ansett knölarne hos den vanliga ärtan som en sjukdom ¹⁾.

En med DIDRICHSSENS något öfverensstämmande åsigt uttalas af C. FRAAS i München, hvilken beskriver dessa knölar såsom "körtel-lika utväxter", de där på steng mager botten och vid stark torka i mängd uppträda hos *Medicago*, *Onobrychis* m. fl., och som i själfva verket hafva utseende af svampar ("*Saugschwämmchen*") ²⁾. FRAAS anser dem analoga med de epidermoidalbildningar ("*Oberhautwülste*"), hvilka han funnit hos flere med tjock rot försedda cruciferer (såsom den form af *Brassica Rapa*, som benämnes Teltower Rübe, samt hos Pepparrotten) jämte några andra växter, och hvilka ofta mycket rikligt sträcka sig på tvären kring den tjocka roten mellan rottrådarne samt tjäna till att endosmotiskt ur jorden upptaga näringsämnen (anf. st., sid. 24).

Vi hafva nu i största möjliga korthet anført den literatur vi känna, och vi kunna härvid ej annat än särskildt fästa uppmärksamheten vid och känna oss förvånade

¹⁾ Jmf. Botanisk Tidskrift, udgivet af Den Botaniske Forening i Kjöbenhavn ved PEDER HEIBERG. Andet Bind, 1867—68, sid. 8.

²⁾ C. FRAAS, *Das Wurzelleben der Kulturpflanzen und die Ertragssteigerung*, Zweite Ausgabe, Berlin, 1872, sid. 18.

öfver den stora mångfald af tolkningsförsök, hvartill leguminosernas rotknölar gifvit anledning. Äro de galläpplen (MALPIGHI) eller rotgrenar (SCHACHT; "birödder" DIRDRICHSEN) eller ofullkomliga knoppar (TREVIRANUS) eller lenticeller (CLOS) eller sugsvampar ("tubercoli spongiolari" GASPARRINI; "Saugschwämmschen" FRAAS) eller slutligen sjukliga utväxter, som dock normalt förekomma (DE CANDOLLE, WORONIN)? Svaret härpå vilja vi ur det följande söka hämta. Vi öfvergå därför till en framställning dels af knölarnes yttre uppträdande och förekomst, dels af deras första anläggning och anatomiska byggnad, jämförda med sidorötternas anläggning samt dessas såväl som hufvudrotens anatomi.

II.

Knölarnes yttre uppträdande och förekomst. Härvid vilja vi först se till, om någon olikhet är rådande mellan olika arter eller släkten i afseende på knölarnes *form*. De meddelanden härutinnan, som den ofvan anförda literaturen haft att lämna, äro högst få, och de som finnas, äro ofta ofullständiga eller otillförlitliga. En undersökning af här nedan uppräknade leguminos-arter har visat, att knölarnes form är hos samma art alltid den samma, samt att hos de olika sins emellan jämförda arterna representeras mer eller mindre skilda typer. Att det härvid endast är fråga om de fullt utbildade knölarna, behöfver väl knappast påpekas. Såsom en *första* sådan typ, hvilken synes alltid väl skild från de i det följande upptagna, torde då kunna anses det fall, då knölarna äro klotrunda och alltid enkla, aldrig på något sätt förgrenade. Detta fall tyckes vara ganska sällsynt och har bland de undersökta endast iakttagits hos följande arter: *Lotus tenuifolius* (fig. 1, tab. I.), *L. corniculatus*, *L. hispidus*, *Anthyllis vulneraria* (fig. 2, tab. I.), *Paralea bituminosa* och en *Amorpha*-art. Ett *andra* fall, representeradt hos ett vida större antal arter, är det, då knölarna äro utdraget äggformiga och småningom afsmalna mot basen. De ega därvid benägenhet att förgrena sig, som det synes di- tri- polytomiskt, och detta i olika grad hos olika arter. Allt efter som denna benägenhet för delning är mindre eller större, så att flertalet af de på en rot förekommande knölarna äro enkla eller flertalet förgrenade, kan af de till denna typ hänförda arterna ett särskiljande i tvänne, dock ej skarpt skilda, grupper ega rum. Till den första af dessa, med företrädesvis ogrenade knölar, kunna följande hänföras: *Vicia sativa*, *V. Cracca*, *V. dumentorum*, *Coronilla varia* (fig. 3, tab. I), *Caragana frutescens*, *Faba vulgaris* (figg. 4 och 5, tab. I), *Pisum arvense*, *Sarothamnus scoparius*, *Ononis arvensis*, *O. campestris*, *Lathyrus heterophyllus*, *L. odoratus*, *L. canescens*, *Orobis vernus*,

O. tuberosus (fig. 6, tab. I.)³⁾, *Baptisia fabacea*, *Acacia placyptera*, *Trigonella polycerata*, *T. foenum-graecum*, hos hvilka knölarne äro tämligen tjocka, ungefär hälften emot längden. Vidare höra hit *Trifolium pratense* (fig. 7, tab. I), *T. incarnatum*, *T. pensylvanicum*, *T. montanum*, *T. hybridum*, *T. arvense*, *T. striatum*, *T. filiforme*, *Melilotus dentata*, *M. alba*, *M. indicus*, *M. messanensis*, *M. longifolius*, *Galega orientalis* (fig. 8, tab. I)⁴⁾ och *Medicago sativa*, hvilka hafva knölarne mycket mera utdragna på längden och smalare än de nyss förut uppräknade. Flere af de nu nämnda bilda emellertid genom den redan hos dem uppträdande stora benägenheten för delning (t. ex. *Faba vulgaris*) en tydlig och omedelbar öfvergång till den ofvan uppställda andra gruppen, där benägenheten för delning är så stark, att på roten af en fullt utvecklad planta högst få knölar kunna uppsökas, som ej äro förgrenade och det ofta ytterst rikligt. Sådana äro: *Clanthus punicus*, *Adenocarpus intermedia*, *Genista virgata* (fig. 9, tab. I), *G. canariensis*, en *Cytisus*-art (fig. 10, tab. I), *Medicago lupulina*, *M. laciniata* (fig. 11, tab. I) och *M. terebellum* (fig. 12, tab. I), hos hvilken sist nämnda art de stundom visa formen af ett klot eller nystan (fig. 13, tab. I). Närmast anslutande sig till de sist nämnda starkt förgrenade formerna kunna slutligen såsom ett tredje slag upptagas arterna af släktet *Lupinus* (figg. 14, 15 och 16, tab. I). Hos de undersökta *L. mutabilis*, *L. elegans*, *L. variabilis* och *L. albus* äro knölarne svulstlika utväxter, företrädesvis utvecklade på bredden, föga åter på längden samt starkt och mycket oregelbundet förgrenade. Här mera än hos några andra leguminoser synes därför DE CANDOLLES uttryck "exostoses charnus" vara särdeles träffande.

I afseende på *mängden* af de på en rot förekommande knölarne visa de ofvan uppräknade arterna stor olikhet. Sålunda äro de ytterst talrika hos t. ex. *Galega orientalis*, ytterst sparsamma däremot hos t. ex. *Medicago sativa*. Att olikheterna härutinnan skulle bero af några yttre omständigheter, synes ej antagligt, då af växter, som ega en ungefär relativt lika starkt utbildad rot, och som trifvas på samma slags lokaler, den ena visar talrika, den andra sparsamma rotknölar, utan torde däri ligga något för hvarje art specifikt utmärkande. Ett annat förhållande, som är lätt att iakttaga och som synts vara allmänt gällande, är det, att arter med underjordisk

³⁾ Hos denna växt förekomma, jämte här i fråga varande knölar (s, fig. 6 tab. I) på roten (r), äfven knöligt uppsvällda leder (b) på den underjordiska stammen (a), och är det dessa senare knölar, som gifvit anledning till artnamnet. Tvänne dylika slag af knölar förekomma äfven på de underjordiska växtdelarne af *Lathyrus canescens* m. fl. leguminoser.

⁴⁾ Enligt DIDRICHSSEN (anf. st.) visa *Galega orientalis* och *G. officinalis* "i Knoldenes Form och Störrelse paafaldende Forskjelligheder".

stam visa mycket få af i fråga varande bildningar, t. ex. *Vicia Cracca*, flere *Ononis*-arter, flere *Astragalus*-arter, men står detta sannolikt i sammanhang därmed, att, då växten eger en underjordisk stam, roten vanligen är svagt utvecklad, och på samma gång roten själf är svag, blifva ock dess bihang få. Af intresse är vidare den omständigheten, att hos arter med underjordisk stam knölar aldrig förekomma på denna utan endast på de från den samma utgående rottrådarne. Knölarne äro alltså bildningar, som förekomma endast på roten, ej på någon annan växtedel, äfven om denna för tillfället antagit rotens utseende och underjordiska läge. — De fall, då knölar på rötterna alldeles saknas, äro helt visst mycket få och måste anses som sällsynta undantag. Såsom sådana omnämnas af TREVIRANUS släktena *Astragalus*, *Genista*, *Scorpiurus* samt de former, som utveckla underjordiska frukter. Att emellertid denna uppgift behöfver någon afprutning, visar sig däraf, att knölar verkligen förekomma hos *Astragalus arenarius*, *A. glycyphyllus*, *Genista canariensis* och *G. virgata*. Af de öfriga hos TREVIRANUS omnämnda formerna har endast ett ex. af *Arachis hypogaea* erbjudits till undersökning, och syntes med afseende på detta TREVIRANI uppgift riktig. Hos ingen annan undersökt leguminos-art än denna hafva knölar saknats, om de ock under stundom varit så sparsamma, att, om ej uppgräfningsen försiggått med mycken försigtighet, lätteligen den åsigt skulle kunnat göra sig gällande, att knölar helt och hållet saknades.

Huruvida hos samma art knölarne förekomma i olika mängd på olika lokaler, och i hvad hänseende *jordmånens fuktighetsgrad* härutinnan eger betydelse, har äfven varit föremål för uppmärksamhet. De författare, som därom yttrat något, äro af den mening, att knölar förekomma rikligast på exemplar, som växa på en fuktig lokal — en uppgift, som mina undersökningar synts bekräfta. FRAAS, ensam har uttalat en motsatt åsigt⁵⁾.

Knölarnes *färg* är i allmänhet den samma som rotens. Hos *Anthyllis vulneraria* visa de dock en stark dragning åt gult samt hos t. ex. *Faba vulgaris*, *Medicago terebellum*, i ett yngre stadium åtminstone, en blekröd färg. Vida viktigare frågor för bedömandet af knölarnes natur äro deras *ställning* sins emellan på roten samt *tiden för deras uppkomst*. Då emellertid dessa frågor komma att i det följande utförligare behandlas, må endast här i förbigående anmärkas, att knölarne förekomma utan någon ordning på roten, samt att de uppkomma långt efter siderötterna, sedan dessa jämte hufvudroten nått en betydlig utbildning.

⁵⁾ Jmf. ofvan sid. 6.

Efter dessa anmärkningar om knölarnes yttre uppträdande och förekomst vilja vi se till, på hvad sätt nämnda bildningar uppkomma, huruvida de i sin första anläggning och vidare utveckling röja sin natur af sidorötter ("birödder"), såsom SCHACHT och DIDRICHSEN velat, eller de äro något annat. Ty äro de verkligen sidorötter, så måste de såsom sådana anläggas, om de ock sedan af en eller annan anledning hämmade i sin utveckling förlora utseende däraf. För att komma till någon visshet häri anställde jag odlingsförsök med *Faba vulgaris*, och ansågs denna växt därtill lämplig, emedan den gror och växer mycket hastigt, eger en väl utvecklad och med knölar rikligt besatt rot, är enårig o. s. v. Dessa odlingsförsök hafva upprepats på olika tider af året och på skilda lokaler, dels i drifhus dels på kall jord samt med ett stort antal plantor, uppdragna ur frön från flere ställen. Och på grund af de resultat, dessa försök lämnat, vill jag först meddela en kort framställning af rotens anatomiska byggnad och sidorötternas anläggning på den samma samt därpå öfvergå till en redogörelse för knölarnes anläggning och anatomi.

III.

Faba vulgaris.

Vid groningen förblifva hjärtbladen under jordytan, länge inneslutna inom sitt fröskal, och den unga plantan visar snart en nedåt riktad, stark hufvudrot, som blir nästan kvarterslång, innan de första anlagen till sidorötter visa sig på dess öfre del. Dessa sidorötter utvecklas i stort antal i akropetal ordning samt äro regelbundet ordnade på den öfversta delen i 6 à 7 rader, längre ned i 5. Dessa rader framträda tydligast, om plantan får gro i vatten, emedan de späda rottrådarne där kunna friare utveckla sig i den riktning, hvori de af naturen sträfva. Dessa sidorötter utsända sedan dylika af andra ordningen o. s. v., hvilka äfven sitta radvis ordnade, men i ett färre antal (2—3) rader samt längre åtskilda. Att denna sidorötternas radvisa anordning är beroende af kärlnippens gång samt antalet rader af antalet kärlnippen, är en bekant sak ⁶⁾. Så väl hufvudroten som sidorötterna äro beklädda med talrika rothår. Jämförd med t. ex. flere *Phaseolus*-arter eger i fråga varande planta ett särdeles vackert och väl utveckladt rotsystem, då rötterna nå en betydlig och proportionerlig både längd och tjocklek.

⁶⁾ Jmf. t. ex. J. SACHS, Lehrbuch der Botanik, 3 uppl., sid. 182 m. fl. st., och A. DODEL, *Der Uebergang des Dicotyledonen-Stengels in die Pfahl-Wurzel* (N. Pringsheims Jahrb. f. wissensch. Bot., 1871, 8 B., 2 H., sidd. 149—193).

Hufvudrotens anatomiska byggnad på ett eller två tums¹ afstånd från rotspet-sen — där väfnaderna visserligen differentierat sig men ännu ej några sidorötter uppkommit — visar sig vid tvärgenomskärning vara följande. I midten ligger mår-gen såsom rotens centrala väfnad, bestående af mångkantiga tunnväggiga celler, som äro nästan isodiametriska, de mellersta störst, aftagande i storlek utåt, samt alla slutande till samman utan intercellularrum (fig. 17 m, tab. II). Intill utsidan af denna mårgecylinder stöta på 5 skilda punkter de innersta kärnen i hvardera af de 5 kärlnippen (fig. 28 v, tab. II), hvarmed hufvudroten normalt är försedd. I stället för det normala 5-talet kan stundom 4- eller 6-talet vara det rådande, och ofta synes mår-gen redan tidigt blifva förstörd; endast mycket sällan nå kärlnippena till samman i rotens centrum, såsom förhållandet är hos t. ex. *Pisum*, *Phaseolus*. I afseende på det normala 5-talet, hvarefter kärlnippena i hufvudroten förekomma och dess sidorötter utvecklas i 5 ortostiker, afviker *Faba* ifrån flertalet af andra leguminoser⁷⁾. Hvarje kärlnippe utgöres af 10—20 kärll (fig. 17 v, tab. II), de yttersta först utvecklade smalast, de närmast rotens centrum liggande de vidaste. Största utsträckning visar hvarje kärlnippe i radiens riktning, där det utgöres af omkring 15 kärll, i tangentens åter består det högst af omkring 3. På ömse sidor om kärlnippet ligger ett lager små kambüceller, som dela sig med radially ställda väggar (fig. 17 c, tab. II). Närmare inmot rotens centrum böjer sig kambülagrets riktning något utåt ifrån kärlnippet bort mot kambülagret vid det näst intill be-lägna kärlnippet. Dessa kambülager stå sålunda med hvarandra i förbindelse, till samman bildande en båge, som tangerar mårgecylinderns omkrets. Dess natur af att vara en fortbildningsväfnad är dock ej så tydlig vid tangeringspunkten, emedan där endast några få, stundom inga, skiljeväggar synas. Innesluten inom denna cir-kelbåge, som bildas af de båda kambülagren mellan 2 kärlnippen, ligger bastväfnaden, som utgöres dels af tunnväggiga celler (fig. 17 o. s. v. b, tab. II) dels i midten af bastknippets tjockväggiga celler (fig. 17 o. s. v. β , tab. II). I det tunn-väggiga lagret äro cellerna till formen oregelbundna, till storleken olika, somliga gan-ska små, andra af ungefär samma storlek som de tjockväggiga bastcellerna. Dessa senare bilda knippen, hvilkas största längdriktning ej är belägen i rotens radie utan tangentiellt; i den senare riktningen är nämligen knippet ungefär tre gånger så långt som i radiens. Dessa tjockväggiga celler äro tämligen regelbundet mångkantiga samt

⁷⁾ Sålunda äro talen 2 (t. ex. *Lupinus*, *Melilotus*), 3 (t. ex. *Vicia*, *Pisum*, *Onobrychis*) eller 4 (t. ex. *Phaseolus*, *Dolichos*) de hos i fråga varande växter eljest vanliga. Jmf. härom D. CLOS, *Sur la Rhizotaxie*, Ann. d. Sc. n., III, 18, sidd. 323, 326, 337.

hopslutande utan intercellularrum. Omkring hela denna centrala massa, som utgöres af märgen samt kärl- och bastknippena med deras kambium, finnes ett lager celler, som äro stora tunnväggiga, med sin största längdriktning utåt och inåt. Detta cellager, som är perikambium⁸⁾, är enradigt utanför bastpartierna men utanför kärlknippena 2—3-radigt (fig. 17 o. s. v. p¹, p², p³, tab. II). I sidorötterna, där kärlknippena vanligen bilda en 3-strålig stjärna och nå till samman i midten, består perikambiet äfven utanför kärlknippet af en rad celler, antingen med denna rad odelad eller genom tangentiala väggar delad, hvarje modercell i 2 dotterceller; stundom finnes i sidorötterna en antydning till ett fjärde kärlknippe. Perikambiet uppträder således i sin enklaste form såsom en enkel cellrad, hvilken utanför kärlknippena dock mycket snart delar sig. Denna benägenhet för delning visar emellertid perikambiet äfven utanför bastpartierna, fastän den här framträder vida senare. Vid ett tvärgenomsnitt af roten på ett äldre växtindivid, där så väl sidorötter som rotknölar äro fullt utvecklade, finna vi nämligen perikambiet äfven midt för bastknippena bestå af flere, vanligen 2, cellrader. Utanför perikambiet, slutande sig tätt intill det samma eller med mycket små intercellularrum, ligger en cellrad, som lätt igenkännes såsom "die Schutzscheide" eller — för att begagna en föreslagen svensk benämning — kärnskidan (fig. 17 o. s. v. s, tab. II). Dess celler äro tämligen tunnväggiga, 4-5-6-7-kantiga, mest 5-kantiga, visande på de två intill granncellerna i raden belägna väggarne en mörkare fläck. Vid tillsats af litet kalihydrat antager denna cellrad en mycket svagt grön färg, såsom DODEL har anmärkt med afseende på *Phaseolus*-arterna (anf. st. sid. 172). Cellväggarne äro i allmänhet räta och sidoväggarne radialt stälda, med den mörkare punkten belägen innanför midten på väggen. Genom de nu nämnda kännetecknen äro kärnskidans celler lätta att urskilja så väl från perikambiet innanför som ock från väfnaden utanför. Denna senare eller barken (fig. 17 o. s. v. r, tab. II) utgöres af stora rundade, mera tjockväggiga, parenkymceller med stora intercellularrum samt bildar ett ganska mäktigt lager med de mellersta cellerna i lagret störst. Epidermis, rotens yttersta väfnad, består af en enda rad små celler. Hvad angår de nu omtalade väfnadernas genetiska sammanhang sins emellan, så torde väl detta här vara det samma som eljest hos rötter, nämligen så att epidermis är att härleda ur dermatogenet vid rotspetsen, barken och kärnskidan ur periblemet samt de innanför liggande väfnaderna ur pleromet⁹⁾.

⁸⁾ Jmf. A. DODEL anf. st. sid. 168.

⁹⁾ Jmf. OTTO NICOLAI, *Das Wachsthum der Wurzel* (Schrift. d. Königl. Physik.-Ökonomisch. Gesellsch. zu Königsberg, 6:ter Jahrg., 1865, 1:ste Abtheil.). Förf. har i nämnda

Kärnskidan vore sålunda att anse som det innersta barklagret, perikambiet som den yttersta bland de ur det centrala pleromet uppkomna sekundära väfnaderna.

Den första anläggningen af en sidorot visar sig alltid midt för ett kärlnippe ¹⁾. Sedan perikambiet nått en sådan utbildning, som motsvarar fig. 48 på tab. II, börja däri sidorötter anläggas. Perikambiet består nu af en cellrad utanför bastpartierna, af 2-3 utanför kärlnippena, den yttersta (p^1) af dessa och stundom äfven den andra (p^2) afdelad genom tangentiala väggar. På dessa första delningar i perikambiet midt för ett kärlnippe — hvilka delningar sålunda äfven förekomma på de ställen, där ej några sidorötter komma till utveckling ²⁾ — följa nu ytterligare sådana. Denna vidare celldelning försiggår först i de ur den yttersta perikambiicellraden (p^1) uppkomna dottercellerna medelst radiala väggar, i de ur den andra (p^2) uppkomna dels radialt dels tangentialt och i den innersta (p^3) nästan uteslutande tangentialt (fig. 49 tab. II). De därpå i mängd uppträdande skiljeväggarne äro så öfvervägande tangentiala, att celldelningen öfverhufvud i perikambiet torde kunna betecknas såsom tangential. Sedan dessa delningar fortgått något, börjar äfven den utanför liggande kärnskidan att dela sig med tangentiala väggar (figg. 20 och 24, tab. II). Anmärkas bör dock, att man äfven i kärnskidan undantagsvis kan få se en eller annan radial skiljevägg. Dessa delningar i kärnskidan synas aldrig förekomma utom på de ställen, där sidorötter anläggas; på öfriga ställen förblir den samma enkel, äfven om såsom på gamla rötter perikambiet starkt delat sig. Ungefär samtidigt med delningarne i kärnskidan börjar äfven barken utanför undergå vissa förändringar. Dessa visa sig dock endast i de 3-4 närmast intill perikambiet liggande cellraderna däraf, och de bestå däri, att nämnda celler först fylla sig med ett rikligare cellinnehåll, härutinnan öfverensstämmande med de innanför i delning stadda cellagren, och snart uppträder i hvarje sådan barkcell en radial skiljevägg och sedan ännu en eller flere dylika. Tangentiala skiljeväggar förekomma i dessa celler mycket sällan. Snart bildar den kropp, som sålunda uppkommit genom delningar i perikambiet, kärnskidan och den innersta barken en tämligen grumlig och

afhandling lämnat en noggrann redogörelse för åtskilliga växters rötter, däribland flere leguminosers (*Pisum arvense*, *Lupinus albus*), följande väfnaderna i deras differentiering från växtspetsen. Om *Pisum* säger förf. (sid. 57): "Die innerste Rindenschicht wird mit gewellten radialen Wänden und daher einen dunkelen Punkte auf diesem verwandelt". En dylik kärnskida iaktogs äfven hos alla andra undersökta arter och utgjorde städse det innersta barklagret.

¹⁾ Jmf. J. SACHS, anf. st. sid. 151.

²⁾ Jmf. A. DODEL anf. st. sid. 170.

oredig massa, där det är ytterst svårt att urskilja de särskilda lagren med afseende på deras genetiska sammanhang. De utanför det unga sidorot-anlaget belägna barkcellerna, hvilka ej deltaga i celldelningen, hopträngas och förstöras i samma mån som den lilla sidoroten tillväxer. Längre har jag ej följt sidoroten i dess utveckling ur sin moderrot, men torde ock det anförda vara till fyllest för vårt egentliga ämne, nämligen att afgöra, huruvida sidorötterna och rotknölarne — sådana vi framdeles finna dessa senare anläggas — i sina första stadier visa så stor öfverensstämmelse sins emellan, att de senare kunna, såsom SCHACHT och DIDRICHSSEN velat, anses såsom en modifierad form af de förra. Innan vi emellertid öfvergå här till, vilja vi först se till, i hvad mån den här lämnade redogörelsen för sidorötternas anläggning hos *Faba vulgaris* öfverensstämmer med de lagar, som gälla för uppkomsten af sidorötter i allmänhet.

J. REINKE ³⁾ har för de fanerogama — häri dock ej inberäknade de gymnosperma — växterna uppställt såsom en allmänt gällande lag, att det första anlaget till en sidorot alltid visar sig i perikambiet. En grupp af dess celler dela sig radially, dottercellerna sträcka sig i samma riktning och dela sig med tangentiala väggar, hvarje cell i två nya. Den yttre af de därvid uppkomna cellskifvorna bildar dermatogenet, ur hvilket sedan rotmössan utvecklas; ur den inre cellskifvan uppkomma i början lodrätt till moderrotens axel belägna cellrader. De öfversta cellerna i dessa cellrader utgöra "initialer" till periblemet, de därunder liggande till pleromet (anf. st. sid. 48). Visserligen säger förf. (anf. st. sid. 35), att de innersta barklagren härvid ej förhålla sig passivt, utan, sedan de först rikligare fyllt sig med protoplasma, dela sig genom radiallya skiljeväggar — dock utan att härvid något egentligt eller innerligare sammanhang med väfnaderna i den innanför belägna växtpunkten eger rum. Tillväxten i detta lager upphör nämligen plötsligt (anf. st. sid. 38), och dess celler liksom de utanför belägna barkcellerna, hvilka ej deltagit i celldelningen, resorberas. Detta inträffar redan, innan sidoroten visat sig på moderrotens yta. REINKE afser härvid närmast *Trapa natans*, hans egentliga undersökningsmaterial, men säger sig äfven hafva följt sidorötterna i nästan alla deras stadier hos *Impatiens* och *Helianthus* samt iakttagit åtminstone flere stadier här af hos representanter af nästan alla vigtigare inhemska familjer (anf. st. sid. 47). Företeelserna hafva alltid varit i hufvudsak de samma. Perikambiet beskriver förf.

³⁾ JOHANNES REINKE, *Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamen-Wurzel* (Botan. Abhandl. aus d. Gebiet d. Morphologie und Physiologie, herausgeb. von JOHANNES HANSTEIN, Bonn, 1871, III Heft).

(anf. st. sid. 25) såsom en enkel cellrad, hvars celler i regeln blott dela sig med radiala väggar och för öfrigt kvarstå på ett prokambialt stadium d. v. s. ej utveckla någon tertiär väfnad. Det bildar därför äfven i äldre rotpartier en enkel, endast på vissa ställen 2-flerdubbel mantel; de tangentiala delningar, som däri kunna förekomma, äro endast lokala.

Att den ofvan lämnade beskrifningen på sidorötternas uppkomst hos *Faba vulgaris* ej till alla delar öfverensstämmer med dessa REINKES satser, är ej svårt att finna. Hos *Faba* är perikambiet nästan alltid utanför kärlnippena, på äldre rotpartier äfven utanför bastknippena, 2-3-radigt, hvarje rad ofta vidare delad genom tangentiala väggar. Omedelbart utanför perikambiet, mellan detta och barken, finnes en alltid enkel cellrad, kärnskidan, hvarom REINKE i sin nämnda uppsats ej har ett ord att meddela. Då nu en kärnskada enligt SACHS ⁴⁾ hos alla rötter förekommer, så kan ej REINKES tystnad tolkas annorlunda, än att han i sin "Rinde" äfven innefattat nämnda cellrad. Ett omnämmande torde dock kärnskidan varit förtjänt af, alldenstund den samma dels till utseende så väl skiljer sig från de omgifvande väfnaderna dels just gränsar omedelbart intill den väfnad, som utgör själfva härden för sidorötternas bildande, och som därför varit af så stort intresse för REINKES undersökningar. Vid uppkomsten af en sidorot hos *Faba* äro ej ensamt perikambiets celler verksamma, förhållandena gestalta sig ej så enkelt som enligt REINKE hos de fanerogama växterna i allmänhet. Sidoroten är här att anse som ett resultat af perikambiet jämte kärnskidan och de innersta barklagren, hvarvid de båda förra väfnaderna dela sig medelst tangentialt ställda väggar, barken åter med radiala. Säkert är, att de i tillväxten aktivt deltagande barkcellerna ej upphöra med sin aktivitet så fort och plötsligt som enligt REINKE eljest fallet är. Till följd af denna snart upphörande aktivitet har nämligen REINKE trott sig kunna helt och hållet lämna åsido barkcellernas betydelse vid uppkomsten af en sidorot. Hos *Faba* synas dessa celler åter mycket lifligt dela sig, alltid med väggar radialt ställda i förhållande till den yta, som rotanlaget bildar, och kunna därför i hvarje sådan cell, hvilken vid tillväxten undergått en betydlig sträckning, parallel med växtriktningen, lätteligen iakttagas ända till 4 eller 5 sådana skiljeväggar. De synas stå i ett mycket intimt sammanhang med de öfriga tillväxtväfnaderna, med hvilka de nästan utan gräns sammanflyta till en enda massa. Af det nu meddelade kan emellertid ej någon slutsats dragas med afseende därpå, om barken och kärnskidan lämna upphof åt rotmössan ensam, ja åt denna senare kanske endast i de yngsta stadierna,

⁴⁾ J. SACHS, anf. st. sid. 109. Jmf. äfven O. NICOLAI anf. st.

eller om ur dessa väfnader uppkommer därjämte sidorotens periblem samt då ur perikambiet pleromet i sidoroten. För att afgöra detta fordras ytterligare och mycket noggranna undersökningar. Ett stöd för riktigheten af det här meddelade angående sidorötternas uppkomst torde ock vara att söka i de antydningar, som hos DODEL ⁵⁾ förekomma öfver samma företeelser hos några *Phaseolus*-arter. Vid sidorötternas anläggning hos dessa uppträda först i perikambiet tangentiala skiljeväggar, därpå andra utan ordning och slutligen börja äfven delningar inträda i kärnskidan. Samtidigt härmed visar sig dock hela den lilla ansvällningen dunkel af ett ogenomskinligt plasma och är därför mycket svår att rätt uppfatta. Att steg för steg följa sidoroten från de första delningarne i perikambiet till bildningen af rotmössan erkänner sig DODEL ej hafva lyckats men tror sig likväl våga af sina iakttagelser sluta, att kärnskidan stundom utgör bildningsväfnaden för de yngsta stadierna af rotmössan. Dessutom har DODEL vid många tillfällen iakttagit, att äfven de innersta barklagren deltagit i cellbildningen — i hvad riktning dessa delningar så väl i kärnskidan som i den innersta barken försiggå, har han ej närmare angifvit — utan att dock våga af dessa fall draga någon bestämd slutsats om, huruvida sidorotens rotmössa i sitt första stadium är en produkt ur kärnskidan ensam eller ur denna jämte de innersta barklagren.

Hos andra undersökta leguminosor ⁶⁾ har rotens anatomi visat sig vara i sina hufvuddrag den samma som hos *Faba* och *Phaseolus*-arterna ⁷⁾. Vore den förmodan riktig, som då ligger nära till hands, att äfven sidorötterna uppkomma på samma sätt hos öfriga leguminosor, så utgjorde ock leguminoserna ett undantag från REINKES lag — ett undantag, som därtill väl stämde öfverens med NÄGELIS och LEITGEBS uppgifter ⁸⁾, att hos flere fanerogamer sidorötternas rotmössa till en del eller helt och hållet utvecklas ur det innersta barklagret. I sammanhang härmed förtjänar omnämnas, att riktigheten af REINKES satser — hvilka eljest varit såsom riktiga antagna, t. ex. af SACHS i Lehrb. d. Botanik — angående roten och dess tillväxt blifvit i nyaste tid högligen betviflad, först af K. PRANTL ⁹⁾, sedan af E. v. JANCZEWSKI ¹⁾. Den senare förklarar REINKES uppgifter i många afseenden ofullstän-

⁵⁾ A. DODEL anf. st. sidd. 177—78.

⁶⁾ Jmf. äfven O. NICOLAI anf. st.

⁷⁾ Om de senare jmf. A. DODEL anf. st. sid. 167 etc.

⁸⁾ C. NÄGELI, Beiträge zur wissenschaftl. Botanik, IV, 1868.

⁹⁾ K. PRANTL, *Die Regeneration des Vegetationspunktes bei den Angiospermen-Wurzeln*. 1873.

¹⁾ E. v. JANCZEWSKI, *Das Spitzenwachsthum der Phanerogamenwurzeln*. Vorläufige Mittheilungen. Bot. Zeit. 1874, N:o 8.

diga, ja t. o. m. oriktiga, och gäller detta äfven dennes redogörelse för sidorötternas utveckling. Den speciela beskrifningen har emellertid JANCZEWSKI ännu ej hunnit meddela.

Rotknölarnes uppkomst och anatomiska byggnad. Rotknölarne anläggas långt senare än sidorötterna och först sedan dessa hunnit en ganska betydlig utbildning. De visa sig först såsom små ojämnheter eller runda upphöjningar på rotens yta och uppkomma så väl på hufvudroten som på sidorötterna utan någon ordning sins emellan, hvarken med afseende på ställning eller utvecklingsföljd; vanligtvis uppträda de dock först på öfre delen af hufvudroten. Vid den lifliga tillväxten sprängas ofta de yttersta barklagren sönder och i denna springa framträder nu det unga anlaget till en knöl²⁾. Knölar uppkomma ej håller lika talrikt utefter alla partier på roten, utan förblifva vissa ställen här och där nästan alldeles utan knölar, medan andra äro rundt om täkta af sådana. På de yngsta partierna af roten d. v. s. det eller de tum, som utgöra spetsar af rotträdarne, uppkomma de aldrig. WORONIN säger visserligen (Mém. d. St. Petersburg, anf. st. sid. 7): "selten findet man sie an den Endspitzen" och har på Taf. II fig. 7 afbildat ett sådant sällsynt fall. Måhända kan dock detta bero därpå, att den utanför knölen belägna delen af rottråden på ett eller annat sätt blifvit förstörd, samt att knölen således endast skenbart utgör spetsen. WORONIN säger sig ej hafva sett den uppkomma på rotspetsen och har sålunda ej utvecklingshistorien att anföra såsom stöd för sitt påstående. Lika liten vigt torde väl behöfva fästas vid WYDLERS uppgift (se ofvan sid. 5) angående *Galega officinalis*. Knölar uppkomma således endast på de delar af roten, som redan utsändt sidorötter eller som hunnit ett däremot svarande stadium i differentiering; de utvecklas sålunda ej i samma serie som dessa, utan först i en därpå följande.

Vid tvärsnitt af roten genom ett ungt anlag till rotknöl — det på fig. 22 tab. II aftecknade är det yngsta, som kunnat påträffas — finna vi, att de innersta barkcellerna undergått en stark delning samt äro rikligt fyllda med mer eller mindre ogenomskinligt plasma; delningsväggarne äro dock ännu lätta att skilja från modercellernas. Emellan denna cellgrupp, som är anlag till en knöl, och epidermis synas vidare några få, 3 till 4, svamptrådar, hvilka gå i mer eller mindre radial riktning

²⁾ Härutinnan erinra de i viss mån om lenticeller. Jmf. E. STAHL, *Entwickelungs-Gesch. und Anat. d. Lenticellen* (Bot. Zeit. 1873, N:o 36 etc. sid. 565). Likheten mellan dessa båda slag af bildningar är dock inskränkt härtill, hvadan försöket att i leguminosernas rotknölar vilja se "lenticelles des racines" (CLOS) helt och hållet måste öfvergifvas.

genom de oförändrade, midt utanför belägna barkcellerna, genomborrande dessas väggar ³⁾). Trådarne visa ett tydligt lumen, hvori här och hvar små korn förekomma; några skiljeväggar i dem har det ej lyckats mig att upptäcka. Trådarne, hvilka synas redan vid omkring 60 ggrs förstoring (fig. 22 tab. II) kunna utan någon svårighet följas ända in till det unga knölanlaget (fig. 23, tab. II). Att följa svamptråden äfven i dess fortsättning inuti detta senare lyckades först efter någon tid. Den är här (fig. 26, tab. II) mycket smalare samt utsänder talrika sidotrådar. Dessa trådar, hvori till följd af trådens smalhet något lumen svårigen kan urskiljas och som därför visa sig såsom klara streck, gående åt alla sidor af knölanlaget och där starkt förgrenande sig, synas än genomborra cellväggarna än gå i rummen mellan dem. Här och hvar är den smala tråden försedd med små uppsvällningar eller knutar; om dessas betydelse vågar jag intet afgöra. Följa vi åter svamptrådarne i deras gång ut mot rotens epidermis (figg. 24 och 25, tab. II), så återfinna vi dem ända ut i denna rotens yttersta väfnad, eller går tråden till och med därutom och synes liksom afbruten; stundom går den ut i ett rothår. Huruvida den här på rotens yta står i förbindelse med någon spor, hvarur den utvecklats sig, har ej varit möjligt att urskilja. Att dock svamptråden banat sig väg utifrån inåt samt just genom sitt inträngande gifvit anledning till uppkomsten af knölen, kan väl anses som en väl grundad förmodan. Skäl, som tala för denna uppfattning — och ej den motsatta, att trådarne utgått från knölen och sålunda skulle vara att härleda från ett redan förut i roten befintligt svampmycelium — äro, dels att svamptrådar af liknande utseende aldrig iakttagits på andra ställen i roten, dels att trådarne utom knölanlaget äro vida tjockare än deras fortsättningar inuti detta senare; hvadan de närmast rotens yta belägna delarne af svamptråden torde kunna anses som de äldsta, som hufvudtrådar, de inuti knölanlaget gående såsom yngre grenar af de förra. De förändringar, som vid svamptrådarne inträngande de inre af barkens celler undergå,

³⁾ Då jag första gången observerade de ofvan omtalade svamptrådarne, ansåg jag dem helt naturligt vara en rent tillfällig bildning hos det undersökta snittet. Rätt många snitt voro förut undersökta, men inga svamptrådar hade observerats. Det föll mig då in att för säkerhets skull å nyo lägga under mikroskopet några redan undersökta snitt, hvarest knölanlag i samma utvecklingsstadium förekommit och hvilka sedan första undersökningen, omkring 14 dagar förut, hade legat i glycerin. Äfven på dessa fann jag då till min förvåning svamptrådar af likartadt utseende; dessa hade således vid första undersökningen undgått uppmärksamheten. På alla sedan undersökta snitt, hvarest knölanlagen befunnit sig i ett ännu så ungt stadium, att de ej sprängt sönder de yttre barklagren, hafva liknande trådar iakttagits och detta på många olika exemplar, som vuxit på vidt skilda lokaler, så väl på kall jord som i växthus, och som uppdragits ur frön från olika ställen.

synas vara, att de fylla sig nästan till grumlighet med protoplasma och dela sig starkt. Denna delning sker i alla riktningar utan någon regelbundenhet, och den vid dessa delningar uppkomna väfnaden utgör snart ett parti för sig, väl skildt från den omgifvande barken. Det tilltager allt jämt i omfång och undantränger därvid småningom de utanför liggande barkcellerna, hvilka ej deltagit i celldelningen.

Med afseende på sin ställning till rotens innanför barken belägna väfnader följa knölarne ej någon bestämd regel. De förekomma än midt för ett af rotens kärlnippen (figg. 22, 27 och 29, tab. II), än vid sidan af ett dylikt eller midt för ett bastknippe (figg. 23 och 28, tab. II). Redan i detta förhållande, att knölarne i sin uppkomst ej stå i något beroende af rotens kärlnippen — oafsedt nu svamptrådarne — äfvensom däri, att de ej uppkomma i samma utvecklingsserie som sidorötterna samt ej i akropetal ordning sins emellan, finna vi grundade skäl att förkasta den åsigt, som velat i knölarne se på egendomligt sätt modifierade sidorötter. Vidare är det ej såsom vid fråga om sidorötterna perikambiet, som utgör den egentliga härden för nybildningen, utan i dess ställe de innersta barkcellerna. Överksamma blifva dock ingalunda de omedelbart intill det unga knölanlaget belägna perikambiecellerna, ty de undergå först en sträckning i radiens riktning och dela sig därpå lifligt med tangentiala eller ock oregelbundet ställda väggar samt följa sålunda med knölen i dess vidare utveckling. Det unga knölanlaget skiljer sig redan tidigt genom sin nästan klotrunda form lätteligen från det unga sidorotanlaget, som är mera spetsigt. Snart börjar i den ursprungligen allt igenom likartade, af svamptrådar genomväfda cellmassan en differentiering inträda. Den unga knölens vidare tillväxt sker nu genom de i kanten af knölen belägna cellerna, hvilka sträcka sig i en riktning parallel med knölens omkrets samt genom i samma riktning ställda väggar dela sig. Ur denna kambiala väfnad afskiljes utåt ett lager stora celler, som snart blifva tjockväggiga samt inåt äro små tunnväggiga. Den yttre af dessa väfnader har af WORONIN benämnts "äusseres Parenchym". I det senare inträder snart en differentiering i tvänne väfnader, den mot basen belägna, som utgör den genom sin färg lätt skilda och ofta omnämnda smutsröda "kärnan", och den mot spetsen, som fortfarande bibehåller en hvit färg. Den förra af dessa väfnader vill jag i det följande benämna den *centrala*, den senare den *terminala*. Denna differentiering af knölens inre parenchym i två väl skilda väfnader är ej af WORONIN framhållen. Den enda antydning därom förekommer på sid. 8 (anf. st.), då det säges, att i de yngsta cellerna halten af korn är mycket ringa, men att i de senare stadierna dessa uppträda i större mängd samt äro långa stafformiga. Alla dessa väfnader framträda bäst och skarpest skilda i den utbildade knölen och vilja vi därför nu göra en sådan till

föremål för vår undersökning — allt jämt med tillbörligt afseende på de mellanliggande stadierna, så vidt dessa erbjuda något af intresse för uppfattningen af väfnadernas genetiska sammanhang. Det yttre parenkymets celler (r, fig. 32, tab. III) äro, som nämnt, mycket stora och tjockväggiga med stora intercellularrum, till sitt utseende alltså liknande rotens barkceller, kanske endast mera tjockväggiga än dessa och mera utdragna i tangential riktning. Antalet celler i radial riktning öfverstiger ej 10 och utgör vanligen omkring 5. Det yttre parenkymet synes i viss mån vara en motsvarighet till rotmössan, så till vida som det liksom denna senare utgör ett skydd för de innanför liggande cellagren, hvilka bilda knölens egentliga massa eller kärna, och af hvilka den terminala väfnaden kan anses motsvara växtpunkten hos på vanligt sätt utvecklade växtdelar. Den yttersta cellraden i det yttre parenkymet afviker ej i sitt utseende från de innanför belägna, hvadan någon epidermis här ej finnes. På denna frånvaro af epidermis beror det svamplika eller skrofliga ("unebenes, höckeriges", *Woronin*, anf. st. sid. 7) utseende, som knölarne visa, och som af många författare uppmärksammas. Då vidare denna väfnads yttre cellrader visa en svagt rödaktig färg, får äfven knölen i sitt yttre en liknande dragning åt rött. Det är emellertid endast de friska ännu i tillväxt stadda knölarne eller delarne af sådana, som visa detta svagt röda svamplika utseende; på gamla knölar får ytan ett utseende mera likt rotens.

Närmast innanför det yttre parenkymet ligga några, 2—3, rader tunnväggiga celler, som vid spetsen af knölen visa ett sådant utseende, som på fig. 33, tab. III är afbildadt. Här utvecklas ur det samma utåt det yttre parenkymet (r), inåt det inre eller så att säga initialerna (i) till detta. Nedåt mot knölens bas fortsättes det i det prokambiala lager, som åtskiljer det yttre parenkymet från det inre och i hvilket knölens kärlnippen utvecklas. På ett tvärsnitt genom en rotknöl ungefär midt på den samma visa sig ett stort antal spridda kärlnippen liggande i en ring nära snittets omkrets (v, fig. 34 tab. III) inbäddade i just detta cellager (pr). Vid kärlnippenas uppkomst i knölen visar sig förhållandet vara följande. Då det genom delningar först i den inre barken, sedan äfven i perikambiet innanför, uppkomna knölanlaget nått en viss utbildning, börja de närmast intill ett kärlnippe belägna delningcellerna erhålla spirala aflagringar och denna utveckling af spiralkärl fortskrider sedan utåt mot knölen, dock ej såsom vid utvecklingen af kärnen i en sidorot i samma riktning, som det nya sidoorganets axel, utan snedt utåt båda sidor af knölen, där kärlbildningen fortsättes i den prokambiala väfnaden. Sådant visar sig sammanhanget vara emellan rotens kärll och knölens, då denna senare är belägen midt för ett kärlnippe i roten (figg. 27 och 29, tab. II): alla de spridda kärll-

knippena i knölen löpa vid basen till samman till en punkt, där de stå i förbindelse med rotens, och utgå alltså från ett enda kärlnippe i roten. Som ofvan anmärkts, är emellertid knölarnes ställning ej alltid sådan, lika ofta är knölen belägen vid sidan af ett kärlnippe eller midt för ett bastknippe (figg. 23 och 28, tab. II). I det sista fallet, då knölen uppkommit midt för ett bastknippe, utgå knölens kärlnippen från de båda vid sidan belägna kärlnippena i roten: från dessa båda utvecklas kärldceller först i konvergerande riktningar, hvilka sedan åter böja sig utåt mot knölens omkrets, fortsättande sig i dess prokambium. Då knölen hvarken är belägen midt för ett kärlnippe eller ett bastknippe, utan snarare mellan tvänne sådana, utgå vanligen dess kärlnippen från ett enda i roten. Knölens kärll äro samtliga spiralkärll (fig. 34, tab. III), då rotens däremot äro porösa, utom ett eller två af de yttersta smalaste och först utvecklade i hvarje kärlnippe, hvilka äro spiralkärll.

På fig. 34 tab. III är afbildadt ett tvärsnitt af rotknölen ungefär vid midten af den samma, där väfnaderna erhållit sin högsta grad af differentiering. Mellan det yttre (r) och inre (eller här centrala, c) parenkymet fortgår prokambiet (pr) med de däri inbäddade kärlnippena (v). Kärlnippet (figg. 32 och 33, tab. III) består ytterst af en cellrad, som motsvarar kärnskidan (s). Dess celler visa på sidovägarne en mörk fläck. Där innanför ligga tunnväggiga celler, hvaraf den yttersta radens äro vida större än den inre. Dessa yttersta celler (p) äro mest utdragna i radial riktning i förhållande till kärlnippets omkrets samt dela sig här och där medelst tangentiala väggar; de erinra i båda dessa hänseenden om rotens perikambium. Innanför denna rad af stora celler ligga små, tunnväggiga (b) samt innerst de egentliga kärll (v, fig. 33, tab. III). Dessa senare hafva en mycket mindre diameter än rotens kärll. Strängt taget är det endast dessa kärldceller, som till samman bära få namn af kärlnippe, så vida detta skall fattas i samma betydelse som den egentliga rotens. Sedt på ett tvärsnitt har kärlnippet sin största utsträckning tangentialt i förhållande till knölens omkrets.

Undersöka vi de inre väfnaderna i en fullt utbildad knöl, så finna vi, att det inre parenkymet nu differentierat sig i tvänne skilda väfnader, den centrala och den terminala. Dessa båda väfnader, som utgöra knölens öfvervägande massa, äro af en särdeles egendomlig struktur. Den terminala, som utgör fortbildningsväfnaden för det inre parenkymet, är i de ännu lifligt tillväxande knölarne ganska rikligt förhållande (i, figg. 27—30, tab. II), i gamla åter, därtill växten nästan afstannat, mycket reducerad, och utgöres därför hos dessa senare hela knölens kärna af den centrala väfnaden. Må hända är ock detta anledningen därtill, att WORONIN i sin framställning af knölarnes anatomi helt och hållet lämnat den terminala väfnaden å sido, ja

ej nämnt något als om den samma. Den terminala väfnaden (i, fig. 35, tab. III) består af små, tunnväggiga, oregelbundet mångkantiga celler, som äro försedda med en stor och tydlig cellkärna, hvilken stundom intager större delen af cellens lumen. Det öfriga cellinnehållet är något grumligt, så att hela väfnaden är mycket svår att tyda. Detta cellager är vidare genomväfdt af mycket smala svamptrådar, på olika ställen i olika mängd; på fig. 35, tab. III förekomma de ganska rikligt. De gå än genom än mellan cellväggarna och äro såsom föga tjockare, svåra att skilja från dessa *). De visa här och där små knutar eller utvidgningar, liksom trådarne i det unga knölanlaget (fig. 26, tab. II), där ännu ej differentieringen i det inre parenkymet inträdt. Jod färgar cellkärnan starkt gul, och vid tillsats därpå af svavelsyra eger en sammandragning rum, så att ytterst visar sig en nästan färglös tunn membran och skild från denna den sammandragna gula protoplasmasäcken, som i sitt inre hyser den mörkgula kärnan. Svamptrådarne synas vid tillsats af jod tydligare, men förblifva nästan ofärgade. Med klorvätesyra och därpå kalihydrat upplöses cellkärnan, väggarna blifva oförändrade, svamptrådarne och de små utvidgningarna på dem tydliga. Längre inåt mot den centrala väfnaden äro cellerna större och öfvergå där i den samma. I synnerhet i denna äldre del af den terminala väfnaden tyckas vissa grenar af tråden liksom ända med en utvidgning inuti en cell, och tråden blir själf allt mer och mer otydlig. Stå dessa utvidgningar på tråden i något genetiskt samband med de här nedan omtalade bakterielika kropparne, så att de senare utvecklas på något sätt ur de förra, eller äro bådadera särskilda bildningar hvar för sig, så att här i själfva verket skulle vara tvänne parasiter för handen? Denna fråga kvarstår obesvarad.

Den centrala väfnaden bildar en från de öfriga väl begränsad kärna, som till följd af sin smutsröda färg uppmärksammas af nästan alla författarne öfver detta ämne. Sålunda observerades den redan af MALPIGHI; TREVIRANUS ansåg den som en mycket reducerad fortbildningsväfnad, som blott af brist på yttre gynnsamma omständigheter ej vidare utvecklade sig och fortplantade arten. WORONIN var den förste och den ende, som underkastade denna väfnad en noggrannare mikroskopisk undersökning. Cellerna äro stora, mycket större än i den terminala väfnaden, tunnväggiga och i synnerhet i de äldre (c'), så att säga mera mogna, närmast basen af knölen belägna partierna afrundade med intercellularrum. På fig. 35, tab. III är den terminala väfnaden afbildad i mycket starkare förstoring än den centrala på fig. 36 och 37, tab. III. I den centrala väfnaden synes föga eller intet spår af svamp-

*) På fig. 35, tab. III framträda de skarpare än i verkligheten.

trådar, däremot äro cellerna fyllda med ett högst egendomligt grummel (figg. 36, 37 samt 38 och 39 tab. III). Inlägges ett snitt af den centrala väfnaden i en droppe vatten, kan man med mikroskopet lätt iakttaga, hurusom en del af grumlet (figg. 40 och 41, tab. III) utträdt i vätskan. Krossas snittet t. ex. med spetsen af en pennknif, så bildar grumlet en liten sky i vätskan. Vid stark förstoring befinnes detta grummel bestå af en otalig mängd små staflika kroppar, som lifligt röra sig. WORONIN har, som nämnt är, ansett dessa kroppar böra ställas i närheten af bakterierna och omtalar dem under namn af "bacterie-ähnlichen", "vibrio-ähnlichen Körpern". Genom att ur cellmassan utpreparera enskilda celler och studera dessa lyckades han iakttaga, hurusom efter någon tid den omgifvande cellmembranen antingen delvis eller totalt upplöste sig, hvarvid de små kropparne strömmade ut. En dylik upplösning af cellmembranen har jag ej kunnat varseblifva, fastän till och med ensamma celler blifvit utpreparerade och fått ligga alldeles orubbade i vatten under flere dagar samt därvid efter vissa mellantider undersökts. Kropparne beskrifvas af WORONIN såsom långdragna, staflika och alltid enkla. Hos *Faba* förekommer äfven denna form, men därjämte och det i allmänhet vida talrikare, stundom nästan uteslutande, en annan form, som är gaffellikt grenad antingen i ena eller bägge ändarne. De äro i ändarne alltid tvåra, trubbiga, ej spetsiga, såsom WORONIN afbildat dem. Dessutom hafva små nästan klotrunda korn rört sig ibland de långa grenade kropparne. Det sannolika torde väl vara, att alla dessa olika former endast representera olika utvecklingsstadier. Samtliga formerna inberäknas här under benämningen "bakterielika", oaktadt detta strängt taget ej är riktigt, då bakterierna aldrig äro verkligt grenade.

Behandlas ett snitt ur den centrala väfnaden med jodlösning, så drager sig det grumliga cellinnehållet något till samman och ett klart tomrum inträder mellan detta och cellväggen. WORONIN uppgifver, att hos de älsta cellerna ett dylikt tomrum alltid finnes, hvori de små kropparne röra sig. Så vidt jag kunnat finna, visar det sig åtminstone i allmänhet först vid användande af sammandragande reagenser. Då de små kropparne utkommit i den omgifvande vätskan, är deras rörelse lätt att iakttaga, den liknar bakteriernas: de svinga mycket lifligt omkring under kröknin-gar och stöta därvid emot hvarandra, utan att dock förflytta sig långt från sin ursprungliga plats, allra minst, såsom WORONIN säger, pilsnabbt från ena sidan af synfältet till den andra — en uppgift, som torde vara bestämdt oriktig. Stundom finnas bland de små kropparne ett eller annat stärkelsekorn, som af dessa äfven sättes i rörelse. Efter någon tid, 3—20 timmar, säger WORONIN, upphör rörelsen, ett hvilostadium inträder, de små kropparne förlänga och dela sig i mindre partier, som

äfven blifva stafformiga, eller ock skjuta de knoppar, hvilka antingen straxt falla i sär eller en tid bortåt ännu hänga samman, "kurze und dünne rosenkransförmige Schnüre oder kleine Büschelchen bildend". Mig har rörelsen syntts fortvara längre, t. o. m. flere dagar, de perllika gyttringarne hafva ej visat sig eller öfverhufvud inga utvecklingsstadier als. Äfven försök att odla dem i en mycket svag lösning af hallonsaft hafva ej ledt till något resultat. Lika litet resultat lämnade WORONINS likartade försök med svag sockerlösning. Till reagenser förhålla de sig på följande vis. Rörelsen upphör vid behandling med svafvelsyra, likaså med klorvätesyra, med sprit, med eter, med glycerin och med jodlösning, hvilken senare färgar dem svagt gula. Enligt WORONIN (anf. st. sid. 9) färgas de med jod och svafvelsyra "dunkelgoldgelb oder gelbbraun". De små korn, som enligt SCHLECHTENDAL (se ofvan sid. 3) med jod färgas blå, måste utan tvifvel hafva varit stärkelsekorn. WORONIN omtalar vidare, att i de med grummel fyllda cellerna synes en stjärnformig figur, om hvars rätta betydelse han är mycket oviss; gissningsvis uttalas den förmodan, att den skulle vara en cellkärna. Denna stjärnlika, svarta figur har äfven jag observerat hos gamla knölar af *Lupinus*-arterna men däremot ej kunnat finna den hos *Faba*. En cellkärna finnes väl hos denna senare, men af en rundad form, utan några utlöpare till cellväggen, samt relativt större och af en blekare färg. Dessutom finnas mellan den centrala väfnadens celler stora och talrika intercellularrum, hvilka fyllda med luft synas såsom svarta, orediga stjärnor (figg. 36, 37, 38, tab. III).

Rotknölarne hos ett stort antal af de öfriga uppräknade leguminoserna hafva äfven blifvit underkastade mer eller mindre noggranna undersökningar, hvilka lämnat samma resultat, som de ofvan anförda med afseende på *Faba*. Då knölarne äro mycket starkt förgrenade, skjuta de ofvan omtalade väfnaderna oregelbundet in emellan hvarandra, och visar då genomsnittet ett sådant utseende, som det af WORONIN på figg. 40 och 44 Taf. II afbildade. Endast mycket sällan hafva knölarne innehållit någon betydligare mängd stärkelse, som då varit aflagrad i den centrala väfnadens celler. Att följa den omtalade svampen i alla dess olika utvecklingsstadier, har ej varit möjligt; så mycket mindre kan det då ock komma i fråga att ens våga en gissning om, till hvilken grupp bland svamparne den i fråga varande skulle kunna hänföras. Detta kvarstår därför såsom en uppgift för den inom svamparnes gebit mera hemmastadde. Eget synes det visserligen vara, att parasitiska bildningar så allmänt och så normalt förekomma hos en hel växtfamilj, utan att dock några symptom af sjuklighet, ej en gång hos de med knölar rikligast försedda exemplaren, kunnat skönjas. Huru nära låg då ej till hands, att, såsom flere författare velat, i

dessas bildningar se organ af vigt i och för växtens lif⁵⁾, till hvilkas uppkomst anledningen vore att söka uti en hos roten inneboende utvecklingsdrift, samma drift, hvarigenom sidorötterna uppkomma? Och huru ursäktligt är då ej det virrvarr af meningar, som om leguminosernas rotknölar sökt göra sig gällande?

Att emellertid de nu beskrifna bildningarne på leguminosernas rötter ej äro en i sitt slag ny eller enstående företeelse inom växtriket, därpå lämnar den nyare literaturen flere exempel. Vi erinra här endast om några, såsom knölarne på roten af *Alnus glutinosa*, hvilka enligt WORONIN (anf. st. sidd. 4—6, Taf. I) äro förorsakade af en parasitisk svamp, af honom benämnd *Schinzia Alni*. Hos *Callitriche autumnalis* förekomma på axelorganen knöllika utväxter, hvilka äfven äro parasitiska bildningar⁶⁾. I rotstocken hos *Corallorhiza* m. fl. orchideer förekommer enligt REINKE ett med svamptrådar genomväft cellager⁷⁾. Äfven lära enligt Prof. SCHENK de rotknölar, som förekomma hos vissa *Cycadeer*, vara förorsakade af en parasitisk *Nostoc*⁸⁾.

En annan fråga, som ej torde få lämnas utan afseende, då vi följa leguminosknölarnes utvecklingshistoria, är sättet för deras förgrening. Som ofvan nämnts, visa knölarne hos nästan alla undersökta arter benägenhet att förgrena sig och denna förgrening synes redan vid första påseendet vara dikotomisk. Då frågan om växtpunktens klyfning varit under de senare åren bland botanisterna så lifligt diskuterad, torde det ej vara utan intresse att noggrant aktge på förhållandena här samt se till, hvad ur dessa kan vara att hämta.

Vid uppfattningen af hvad som förstås med en klyfning af växtspetsen, hafva som bekant flere åsigter gjort sig gällande. Skarpast torde må hända KNY och WARMING⁹⁾ skilja mellan de båda slagen af förgrening inom växtriket, sidoförgre-

⁵⁾ I ett kort anförande vid Det 11:te Skandinaviska Naturforskaremötet i Köpenhamn 1873 kvarstod jag ännu på samma ståndpunkt som SCHACHT och DIDRICHSSEN med afseende på uppfattningen af de här i fråga varande bildningarne.

⁶⁾ Jmf. KARELTCHIKOFF & ROSANOFF, *Note sur les tubercules du Callitriche autumnalis* (Mémoires de la Soc. d. Sciences natur. de Cherbourg, 2 sér., t. v, 1870, pp. 124—136). Denna uppsats förekommer refererad i Bullet. de la Soc. Botan. de France, tom. 19, 1872, revue bibliogr. A—B, sid. 37.

⁷⁾ J. REINKE, *Zur Kenntniss des Rhizoms von Corallorhiza und Epipogon* (Flora, 56 Jahrg. 1873, N:o 10, 11, 12, 14).

⁸⁾ Bot. Zeit. 1872, N:o 42, sid. 750.

⁹⁾ EUG. WARMING, *Förgreningsforhold hos Fanerogamerne*, betragtede med særligt Hensyn til Kløvning af Vækstpunktet (Vidensk. Selsk. Skr., 5:te Række, naturvid. og mathem. Afd. 1872, 10:de Bind. 1). KNYS åsigter äro här ofvan refererade dels efter WARMING dels efter REINKE (Flora 1873, anf. st.)

ning och dikotomi. De säga den senare vara en sådan, då ur den ursprungligen enkla växtspetsen uppkomma genom delning tvänne sidoställda. Hos de lägre växter, som hafva en toppcell, sker detta därigenom, att denna medelst en skiljevägg delar sig i två "in ihrem Ursprunge gleichwerthige" dotterceller, som utgöra de nya växtpunkterna. Endast falska dikotomier eller s. k. pseudodikotomier blifva enligt deras uppfattning de fall, då den yngsta på *vanligt* sätt ur spetscellen uppkomna dottercellen bildar den ena växtpunkten och toppcellen själf den andra — af SACHS ¹⁾ hänfördt till äkta dikotomi — äfvensom det fall, då toppcellen afstannar i tillväxt och de båda yngsta dottercellerna bilda de båda nya växtpunkterna — af NÄGELI och LEITGEB ansedt som ett fall af äkta dikotomi ²⁾. Vid den verkliga dikotomien bör enligt WARMING's uppfattning (anf. st. sidd. 13—14) 1:o toppcellen alltid uppgifva sitt förra delningssätt och 2:o tillväxten i den gamla växtpunktens centrum upphöra ofvanför de två (eller flere) vid sidorna uppkomna nya växtpunkterna; dessutom böra dessa hålst uppkomma samtidigt. En oväsentlig omständighet däremot är den, om de båda nya grenarne utveckla sig lika starkt (anf. st. sid. 15). Men äfven hos de med en flercellig växtpunkt försedda thallus-växterna kan en dikotomi lika strängt särskiljas: tillväxten upphör här i de mellersta af växtpunktens celler men fortsättes i dess ställe i de vid sidorna belägna, hvilka gifva upphof åt de båda nya grenarne. Hos de fanerogama växterna, där toppcellgruppen (HANSTEIN'S "Scheitelcellgrupp") kan anses motsvara den enkla toppcellen hos vissa af de lägre växterna, äro villkoren för den verkliga dikotomien följande: 1:o böra de nya växtpunkterna hafva sin uppkomst omedelbart från den gamla växtpunktens celler, 2:o böra de gränsa intill hvarandra i den gamla växtpunktens centrum (stängelspetsens topp).

WARMING anser emellertid de af många författare såsom 2 mycket olika förgreningssätt uppfattade sidoförgreningen och dikotomien ej i naturen så skarpt åtskilda; och gäller detta så väl med afseende på de lägre växterna med toppcell, som ännu mer fanerogamerna (anf. st. sid. 17). Vid de uppgifter om dikotomiens förekomst, som här och hvar under de sista tjugo åren meddelats — det första bestämda uttalandet i denna riktning är enligt WARMING (anf. st. sid. 23) HERMAN SCHACHTS, hvilken tillerkänner rotnölarne hos *Alnus* och *Cycadeerna* en dikotomisk förgrening — har i allmänhet hänsyn tagits endast till stängelspetsens yttre form, ej till dess histologiska byggnad, och kräfvat därför dessa uppgifna fall en

¹⁾ J. SACHS, anf. st. sid. 162, anm.

²⁾ Jmf. E. WARMING, anf. st. sid. 14.

noggrannare undersökning. WARMING har vid sin omfattande granskning reducerat många, endast några få hafva såsom äkta dikotomier bestått ³⁾). "De forskjellige Forgreningsmaader", säger WARMING (anf. st. sid. 147), ("Knopdannelse længe efter Støttebladdannelsen eller straks efter den eller samtidig med den eller för den, neder for Stængelspidsen eller paa Siden af Stængelspidsen eller paa dens Top ved lige eller ulige Deling af Vækstpunktet) forekomme i broget Blanding aldeles jævnsides inden for forskjellige Slægter af samme Familie eller forskjellige Arter af samme Slægt, ja endog paa forskjellige Dele eller paa forskjellige Udviklingstrin af samme Art, ja selv samme individ, med jævne Overgange i hverandre, og uden at man ellers kan bemærke Forskjelligheder i Forgreningen, eller opdage Spor til, at de forskjellige Knopdannelsesmaader spille en forskjellig Rolle i Plantens Liv". Till ett liknande resultat kommer äfven REINKE vid sin undersökning af rotstockens förgrening hos *Corallorhiza* och *Epipogon* ⁴⁾): mellan de båda extremerna, sidoförgrening och dikotomi, förekomma alla tänkbara öfvergångsstadier, och bemödandet att vilja med visshet afgöra, hvilken förgreningstyp i ett visst fall är representerad, förlorar därför allt intresse, oafsedt den ringa betydelse i systematiskt hänseende, som därmed är förenad. Enligt REINKE hafva äfven HANSTEIN och KNY kommit till samma åsigt om dikotomien.

Vilja vi efter dessa anmärkningar om den ståndpunkt, hvarpå diskussionen om dikotomien i dess förhållande till sidoförgreningen för närvarande befinner sig, aktge på rotknölarnes förgrening hos *Faba vulgaris* — liknande är den väl ock hos andra förgrenade leguminosknölar — så finna vi, att anlaget till en förgrening af knölen visar sig ganska tidigt, redan innan denna utträngt genom rotbarken. Den terminala väfnaden, som är fortbildningsväfnaden för knölens inre och egentliga massa och alltså kan anses motsvara HANSTEINS "Scheitelzellgrupp" hos de i tillväxt stadda egentliga stammarne och rötterna, afstannar i sin tillväxt på ett visst ställe (x figg. 28 och 29, tab. II), som är beläget ungefär vid knölens spets. De vid sidorna belägna partierna (i, i, figg. 28 och 29, tab. II) åter fortfara att starkt dela sig samt utgöra nu vegetationscentra för de båda grenarne af knölen. Dennas tillväxt upphör således i den förut följda riktningen och fortsättes i tvänne riktningar åt sidorna. I början åtminstone synas dessa sidogrenar lika starkt utbildade. Förgreningen här torde väl då ock kunna anses som äkta dikotomisk, för så vidt

³⁾ Jmf. E. WARMING anf. st. sid. 146.

⁴⁾ J. REINKE, Flora, anf. st. sid. 213 etc.

nämligen den terminala väfnaden kan få jämföras med toppcellgruppen hos vanliga växtpartier. Stundom synas anlag till 3 grenar, trikotomi (fig. 30 tab. II).

Ett annat spørsmål är, hvad som betingar det eua eller andra slaget af förgrening. De äldsta morfologernas åsigt härom, enligt hvilken dikotomien vore att anse som en teratologisk process, åtminstone då den förekom hos fanerogamerna, har måst lämna rum åt ST. HILAIRE, att "un plus grand degré d'énergie" till en del är anledningen. Dikotomi uppträder också hos fanerogamerna sällan i den vegetativa, oftare i den florala regionen, där blombildningen är mål för växtens arbete ⁵⁾. För denna senare uppfattning, som härleder dikotomien ur en stark utveckling och en liflig förgrening, tala väl äfven i sin mån företeelserna hos leguminosernas rotnölar och detta i synnerhet hos de starkt förgrenade formerna t. ex. *Medicago terebellum* (figg. 42 och 43, tab. I).

Anmärkas må dock slutligen, att den nu beskrifna dikotomien hos leguminosernas rotnölar ej bör eller kan anses som något undantag från den regeln, som eljest gäller för rötters förgrening, hvilken enligt SACHS ⁶⁾ alltid är monopodial — en regel, som väl kan anses ega allmän giltighet, sedan bland de förut inom literaturen såsom undantag kända fallen det ena, *Lycopodiaceernas* rötter, blifvit af NÄGELI och LEITGEH högligen betvifladt, det andra, rotnölarne hos *Cycadeerna* och *Alnus glutinosa*, påvisats vara ej verkliga rötter, utan parasitiska bildningar. Sådant är ju äfven förhållandet med leguminosernas rotnölar. Och vi kunna då i dem se ett ytterligare stöd för den åsigt, som af E. v. JANCZEWSKI (anf. st. sid. 446) uttalats, att en normal dikotomi ej tillkommer roten hos någon fanerogam växt och att de fall däraf, som man förut ansett förekomma, rätteligen äro att tillskrifva en patologisk process såsom hos *Alnus glutinosa*, *Cycas* och *Pinus Strobilus*.

⁵⁾ Jmf. E. WARMING, anf. st. sidd. 23 och 148.

⁶⁾ J. SACHS, anf. st. sid. 166.



Explicatio figurarum.

Figuræ 1—16 magnitudine naturali sunt delineatæ, reliquæ amplificatæ, quarum fig. 27—30 circa decies, fig. 31 circa vicies; ad fig. 22 adhibita est MERZ' lens ocularia N:o 1 et objectiva $\frac{1}{3}$ ", ad fig. 23 l. oc. N:o 2 et obj. $\frac{1}{3}$ ", ad fig. 17, 18, 19, 20, 21, 24, 32, 33, 36, 37 l. oc. N:o 1 et obj. $\frac{1}{12}$ ", ad fig. 26, 35 l. oc. N:o 2 et obj. $\frac{1}{12}$ ", ad fig. 25, 35, 38, 39 l. oc. N:o 1 et obj. $\frac{1}{18}$ ", ad fig. 40, 41 l. oc. N:o 2 et obj. $\frac{1}{18}$ ", intervallo autem, quo sunt camera delineatæ, non satis diligenter menso.

Tab. I.

Radices cum tuberculis vel tubercula soluta.

- Fig. 1. *Lotus tenuifolius*.
 „ 2. *Anthyllis vulneraria*.
 „ 3. *Coronilla varia*.
 „ 4 & 5. *Faba vulgaris*, fig. 4 recentior quam fig. 5.
 „ 6. *Orobis tuberosus*, a = rhizoma nodoso-articulatum, b = nodi, in quibus nonnulla residua (t) ramorum radices vel caulis hucusque manent, r = radix cum tuberculis (s).
 „ 7. *Trifolium pratense*.
 „ 8. *Galega orientalis*.
 „ 9. *Genista virgata*.
 „ 10. *Cytisus-spec.*
 „ 11. *Medicago laciniata*.
 „ 12 & 13. *Medicago terebellum*.
 „ 14, 15 & 16. *Lupinus-spec.*

Tab. II.

Figuræ hujus tertięque tabulæ ad *Fabam vulgarem* pertinent. e = epidermis, r = cortex, s = "Schuttscheide", p¹ = pericambii prima series, p² = ejusdem secunda, p³ = ejusdem tertia, v = vasa radices, v¹ = vasa tuberculi, c = cambium, exceptis figuris 27—30, ubi c "contextum cellularem centalem" tuberculi significat, β = cellulæ incrassatis parietibus præditæ libri, b = cellulæ tenuibus parietibus libri, h = hyphæ cellulas corticis exteriores perforantes, t = tuberculum oriens, i = "contextus cellularis terminalis" tuberculi, x = loca quædam contextus terminalis accrescere desinentia, lateralibus accrescentibus eoque modo di-trichotomiam tuberculi afferentibus.

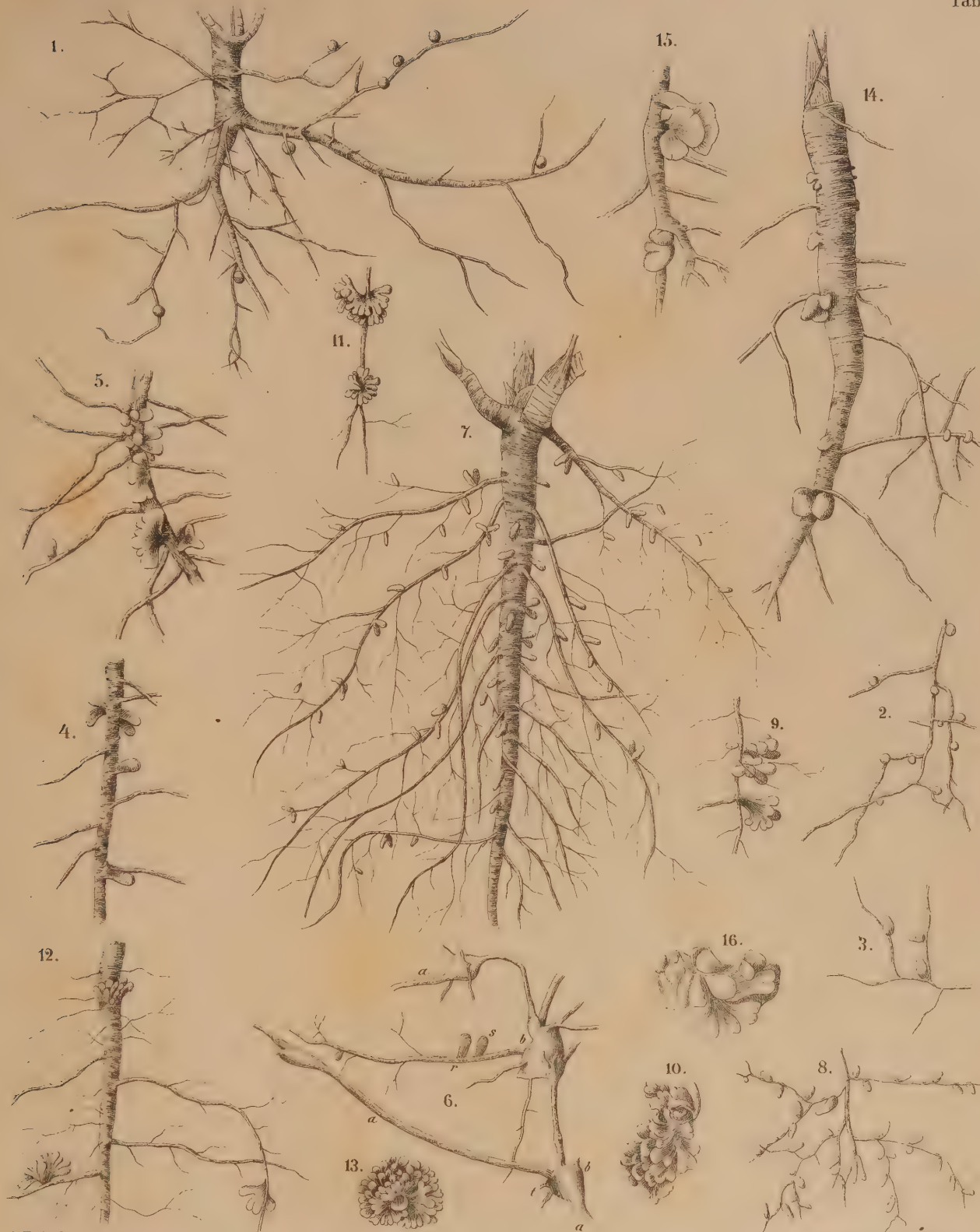
- Fig. 17. Sectio transversalis radices primarii jam teneri ramis non explicatis.
 „ 18. Status radices lateralem orientem mox antecedens.
 „ 19. Radix lateralis in primo ortu.

- Fig. 20. Divisiones cellulares primæ in "Schuttscheide" et intima serie corticis.
- „ 21. Status posterior lateralis radice orientis.
 - „ 22. Tuberculum (t) radice oriens.
 - „ 23. Status posterior tuberculi orientis.
 - „ 24 & 25. Hyphæ corticis extra tuberculum oriens.
 - „ 26. Hyphæ intra tuberculum oriens.
 - „ 27. Sectio transversalis radice quo loco oritur tuberculum.
 - „ 28 & 29. Idem; in contextu terminali dichotomia est orta.
 - „ 30. Trichotomia coepta.

Tab. III.

Significatio literarum eadem est quæ tab. II.æ, quo accedunt hæc: pr = procambium tuberculi, in quo vasa tuberculi oriuntur, c = contextus centralis tuberculi, c' = contextus centralis pars ad basim (d) tuberculi proxima, r = "parenchyma exterius" tuberculi, p = pericambium (?), b = cellulæ tenuibus parietibus libri (?).

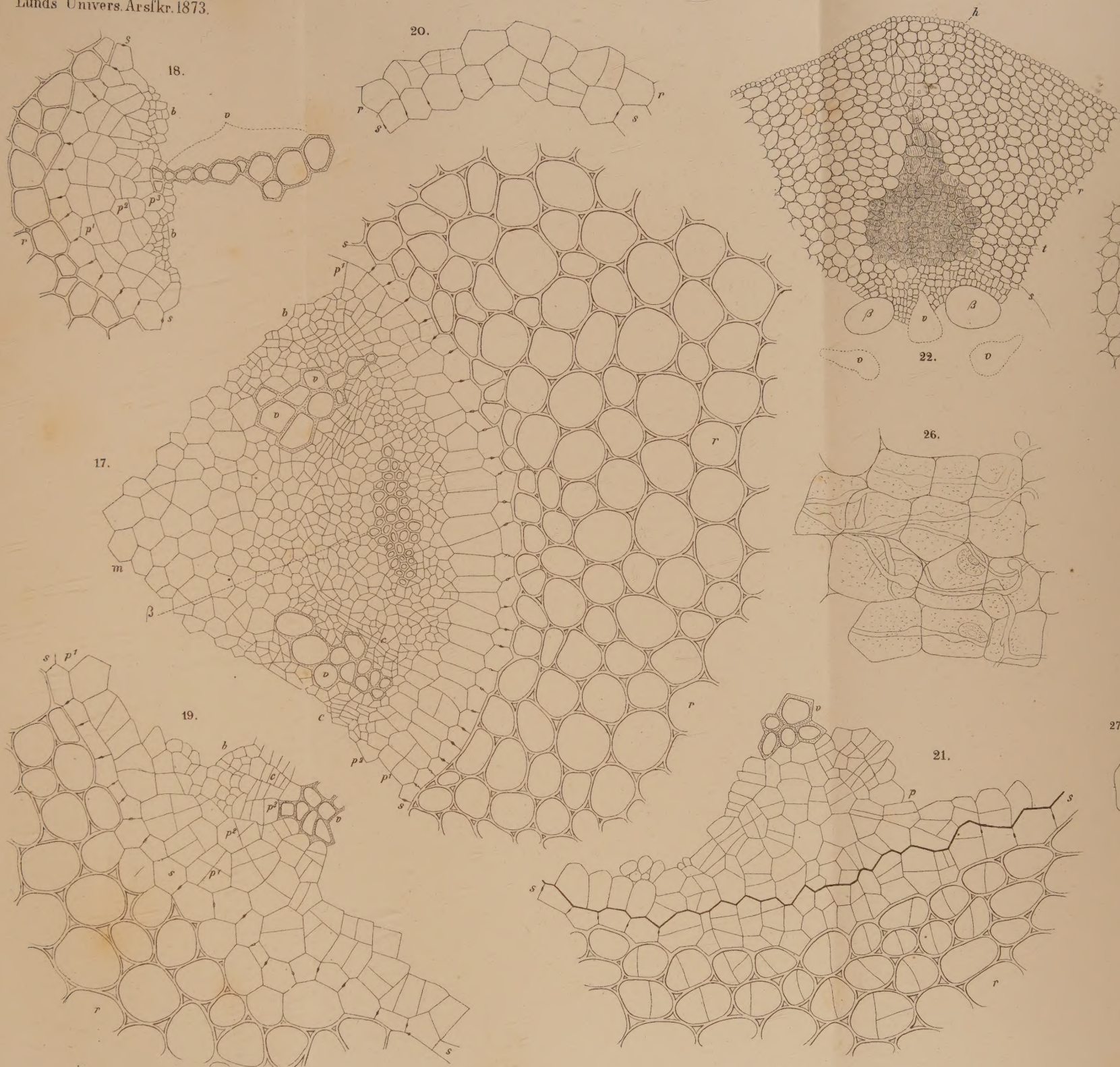
- Fig. 31. Sectio media transversalis tuberculi.
- „ 32. „ „ „ „ ubi est fasciculus vasorum.
 - „ 33. Sectio transversalis fasciculi vasorum tuberculi.
 - „ 34. Fasciculus vasorum tuberculi.
 - „ 35. Sectio longitudinalis contextus terminalis tuberculi.
 - „ 36. Contextus centralis tuberculi longitudinaliter secti cellulæ corporibus vibrionum similibus completæ.
 - „ 37. Contextus basalis tuberculi longitudinaliter secti.
 - „ 38 & 39. Cellulæ contextus centralis solutæ corporibus vibrionum similibus aut racemosis completæ.
 - „ 40 & 41. Corpora vibrionum similia aut racemosa, qualia in cellulis contextus centralis sunt.
-



f. Eriksfön ad. nat. del.

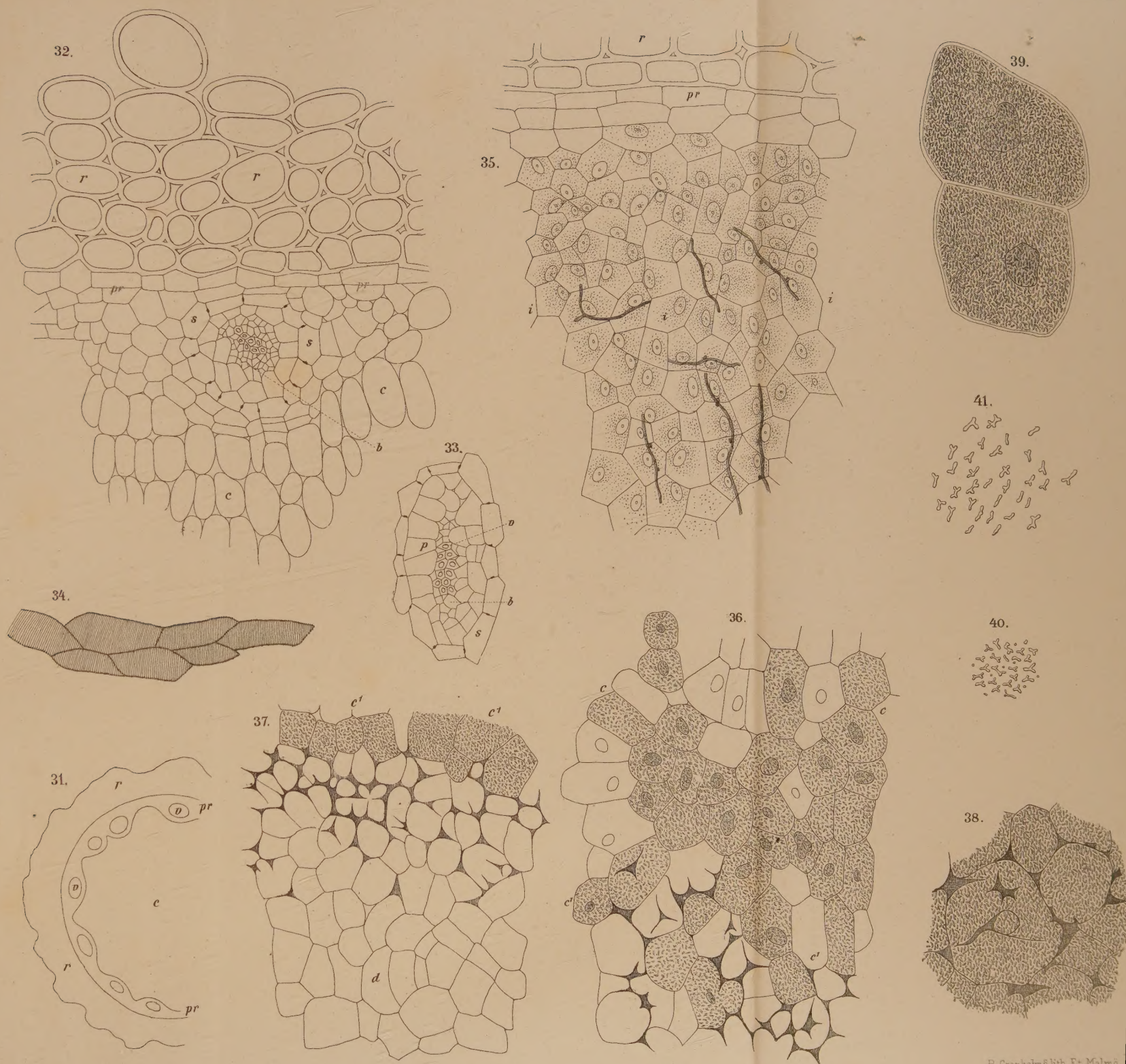
Leguminosernas rotknölar.

Leguminosernas rotknölar.



J. Eriksson ad. nat. del.

Leguminosernas rotknölar.



J. Eriksön ad. nat. del.

B. Cronholm's lith. Et. Malmö.

Leguminosernas rotknölar.

